

NICHE ECOLOGIQUE ET DÉFENSE DU TERRITOIRE CHEZ LES OISEAUX DE PROIE EN VALAIS ¹

par Pierre-Alain Oggier ²

INTRODUCTION

A la suite de la mise sous protection des oiseaux de proie, plus d'un a dû se demander si ces animaux n'allaient pas pulluler. Par cet article je vais tenter un rapide survol de nos connaissances sur les mécanismes qui limitent l'effectif des prédateurs afin de répondre à cette question.

D'un côté, la compétition entre deux individus d'une espèce pour l'exploitation d'une ressource vitale, mais disponible en quantité limitée, est la clé de voûte des théories concernant la régulation des populations de prédateurs. D'un autre côté, sous la pression de la compétition entre espèces différentes, chaque espèce a été contrainte à se différencier de ses voisines et à exploiter un ensemble de ressources propres que l'on appelle la « niche écologique ».

Notion de niche écologique et principe d'exclusion

Chaque espèce animale habite un biotope particulier, recherche une nourriture précise, adopte un comportement typique, préfère certaines conditions climatiques, etc. L'ensemble de ces coordonnées constitue sa niche écologique (fig. 1).

C'est l'évolution qui, en modelant les espèces, leur a donné leur niche et les moyens de l'exploiter: des pattes emplumées, un duvet épais et de couleur variable, un bec robuste permettent au lagopède (*Lagopus mutus*) de se nourrir d'écorces, de feuilles ou de baies, toute

¹ Texte de la conférence donnée le 14.3.1980 à l'aula de l'ancien collège de Sion. Travaux soutenus par la Fondation Dr I. Mariétan.

² 1908 Riddes.

l'année, à plus de 2000 mètres d'altitude; avec son bec pointu et démesuré, le martin-pêcheur (*Alcedo atthis*) est équipé pour la pêche subaquatique; les pattes des canards sont palmées, celles des rapaces, équipées de griffes; le bec des granivores, robuste; celui des insectivores, fin; etc.

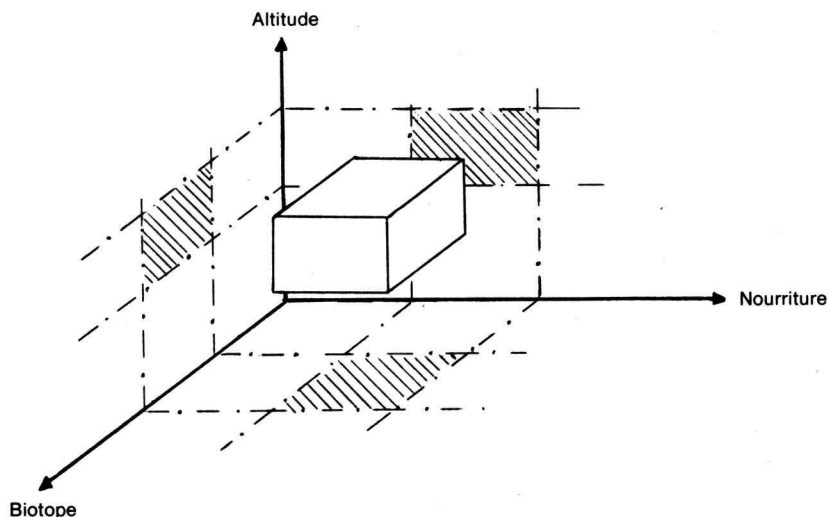


Fig. 1. Représentation schématique d'une niche écologique à l'aide de 3 axes: le biotope, la nourriture et l'altitude.

Les différences entre les niches des espèces voisines ne sont pas toujours aussi marquées, c'est le cas au sein des groupes évoqués ci-dessus: canards, rapaces ou granivores.

La compétition entre deux espèces sera d'autant plus vive que leurs niches seront semblables. A l'extrême, l'observation a permis de définir le principe d'exclusion: deux espèces de même niche écologique ne peuvent pas coexister.

En cas de rencontre de deux espèces de même niche, par extension naturelle ou artificielle (introduction) de l'aire de répartition de l'une, tôt ou tard, l'une s'éteint, écrasée par le succès de l'autre: c'est le cas de l'écureuil européen en Angleterre (*Sciurus vulgaris*) face à la concurrence de l'écureuil gris d'Amérique du Nord (*Neosciurus carolinensis*); ou bien, les deux espèces se définissent deux niches différentes, comme les deux sittelles des rochers (*Sitta neumayer* et *S. tephronota*) dans la zone de chevauchement de leurs aires en Iran.

Ceci posé, nous allons aborder le problème de la régulation des populations de prédateurs par l'exemple des rapaces, oiseaux équipés d'un bec crochu et de serres. Cette définition assez vague englobe les rapaces nocturnes et les rapaces diurnes. Nous nous limiterons aux rapaces diurnes nichant encore en Valais: l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*), la buse variable (*Buteo buteo*), la bondrée apivore (*Pernis apivorus*), l'autour des palombes (*Accipiter gentilis*), l'épervier d'Europe (*Accipiter nisus*), le milan noir (*Milvus migrans*), le faucon pèlerin (*Falco peregrinus*), le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*).

FACTEURS QUI RÉGLEMENT LE NOMBRE D'ESPÈCES

Dans une région définie, à un moment donné, la quantité de ressources disponibles (nourriture, biotope, etc.) est limitée. En conséquence, le nombre d'espèces qui peuvent y coexister en exploitant chacune une partie des ressources l'est également. Le nombre d'espèces qui peuplent une région dépend:

- de la quantité absolue de ressources disponibles, c'est-à-dire de la richesse du milieu;
- de la part que se réserve chaque espèce, c'est-à-dire de la largeur de chaque niche.

La richesse du milieu

Le tableau I représente la distribution des rapaces des Alpes par milieux et altitudes de nidification.

L'étage collinéen (de 400 à 700 m), le plus productif tant par la durée de la saison de végétation que par la richesse et la diversité des milieux naturels, contient presque toutes les espèces que l'on peut rencontrer dans les Alpes. Il n'est pas impossible qu'à une époque lointaine le gypaète s'y soit reproduit.

A mesure que l'on s'élève en altitude les ressources se raréfient et le nombre d'espèces diminue. Dès l'étage montagnard les milieux humides sont trop peu étendus ou trop pauvres pour pouvoir nourrir les espèces qui y chassent: busards, milan noir, faucon hobereau.

La largeur des niches

Un axe de ressources pourra recevoir d'autant plus d'espèces que celles-ci restreindront leurs exigences. Ainsi, par exemple, sur un axe

Milieu	Altitude	Humide	Rocher	Forêt	Nbre espèces
Alpin	2600 m	—	Aigle Crécerelle	+	2
Subalpin	2000 m	—	Aigle Crécerelle Gypaète	Epervier	4
Montagnard	1700 m	—	Aigle Crécerelle Gypaète Faucon pélerin	Epervier Autour Buse Bondrée	8
Collinéen	700 m	Busard cendré Busard des roseaux	Aigle Crécerelle Faucon pélerin	Epervier Autour Buse Bondrée	11
	400 m			Milan noir Faucon hobereau	
Nbre espèces		2	5	6	12

Tab. 1. Distribution théorique, dans les Alpes, des rapaces par étages de végétation et par milieux, en fonction de leur biotope de nidification, avant les influences de l'homme. Une croix indique que le milieu n'existe pas dans l'étage concerné; un tiret, qu'il n'y a pas d'espèce.

altitudinal de 2000 mètres pourrait-on compter dix espèces en occupant 200 m chacune ou 2 espèces en occupant 1000.

Pour analyser le partage des ressources chez les rapaces du Valais, nous examinerons un axe après l'autre et nous limiterons à deux classes de conflits potentiels:

- la recherche de la nourriture;
- le choix du site du nid.

Conflit interspécifique lors de la recherche de la nourriture

L'examen de l'axe alimentaire de la niche écologique (fig. 2) dévoile comment sont résolus les conflits potentiels: huit espèces se partagent en cinq groupes avec quelques chevauchements plus apparents que réels. Ainsi, parmi les prédateurs d'invertébrés, la bondrée se nourrit principalement de nids ou de larves d'hyménoptères, la

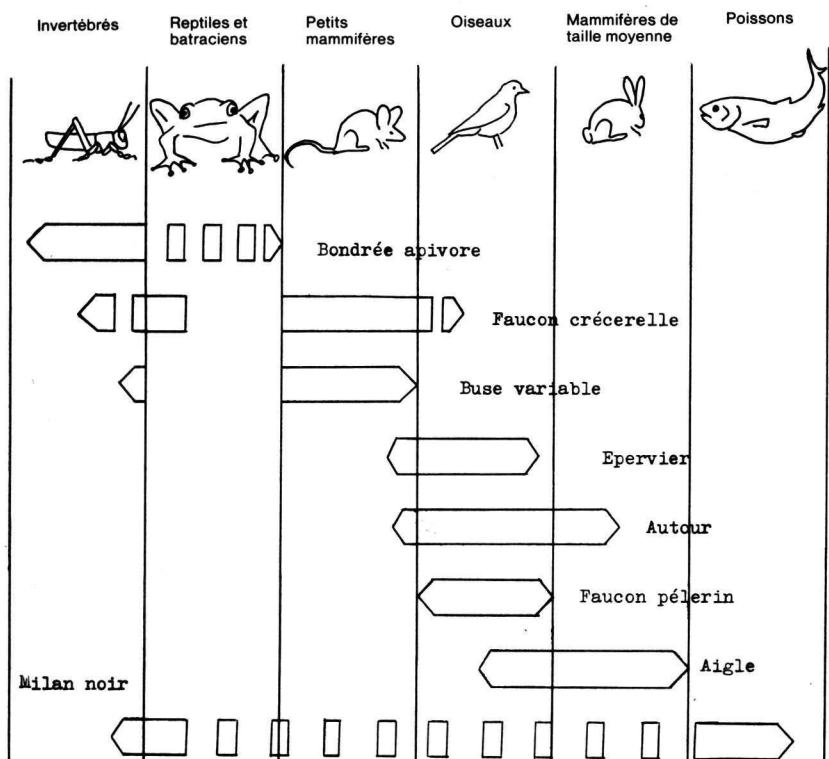


Fig. 2. Axe alimentaire de la niche écologique des rapaces nichant en Valais. D'après GÉROUDET (1965), GLUTZ (1971), TERRASSE (1978) et obs. pers.

Pour chaque classe de proies (invertébrés..., poissons) la taille croît de gauche à droite.

Le trait plein représente les proies importantes, le trait-tiré, les proies peu fréquentes. Les proies exceptionnelles ne sont pas mentionnées.

crécerelle de sauterelles ou de coléoptères, la buse et le milan noir chassent occasionnellement des sauterelles ou des hannetons lorsqu'ils sont abondants, mais se singularisent en prenant des vers de terre.

Avec deux axes, l'isolation écologique s'améliore (fig. 3): chez les prédateurs d'oiseaux le faucon pèlerin chasse en plein ciel, l'aigle, plus près du sol mais dans des milieux dégagés, l'autour et l'épervier, surtout en forêt.

La prise en considération d'axes supplémentaires affine l'isolation. Ainsi, l'axe «éthologie» sépare le milan noir – charognard – de tous les autres rapaces qui préfèrent des proies vivantes.

L'axe «taille» isole l'autour de l'épervier. Ces deux rapaces forestiers, mangeurs d'oiseaux, constituent une collection de répliques parfaites d'un même modèle à des échelles différentes. La figure 4 illustre ce cas.

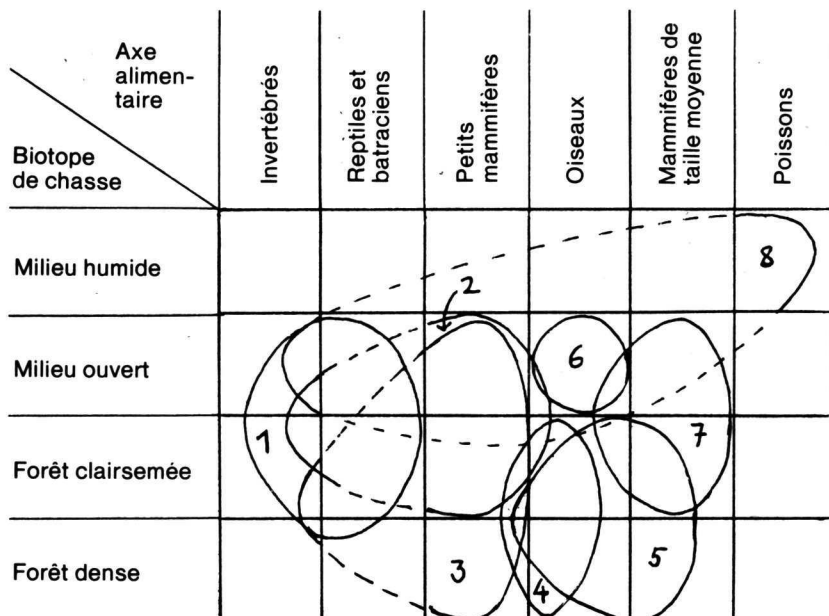


Fig. 3. Représentation de deux dimensions de la niche écologique des rapaces nichant en Valais: l'axe alimentaire et l'axe biotope de chasse.

- | | |
|---------------|-------------------|
| 1: bondrée | 5: autour |
| 2: crécerelle | 6: faucon pèlerin |
| 3: buse | 7: aigle |
| 4: épervier | 8: milan noir |

Nous comptons en Valais huit espèces de rapaces nocturnes:

Le hibou grand-duc (*Bubo bubo*), le hibou moyen-duc (*Asio otus*), le hibou petit-duc (*Otus scops*), la chouette hulotte (*Strix aluco*), la chouette chevêche (*Athene noctua*), la chouette de Tengmalm (*Aegolius funereus*), la chouette chevêchette (*Glaucidium passerinum*) et la chouette effraie (*Tyto alba*). Sur les axes proie, biotope de chasse et taille au moins, elles utilisent les mêmes ressources que les rapaces diurnes. L'isolation entre les rapaces nocturnes et diurnes se réalise par le rythme d'activité quotidien, les uns prenant la relève des autres.

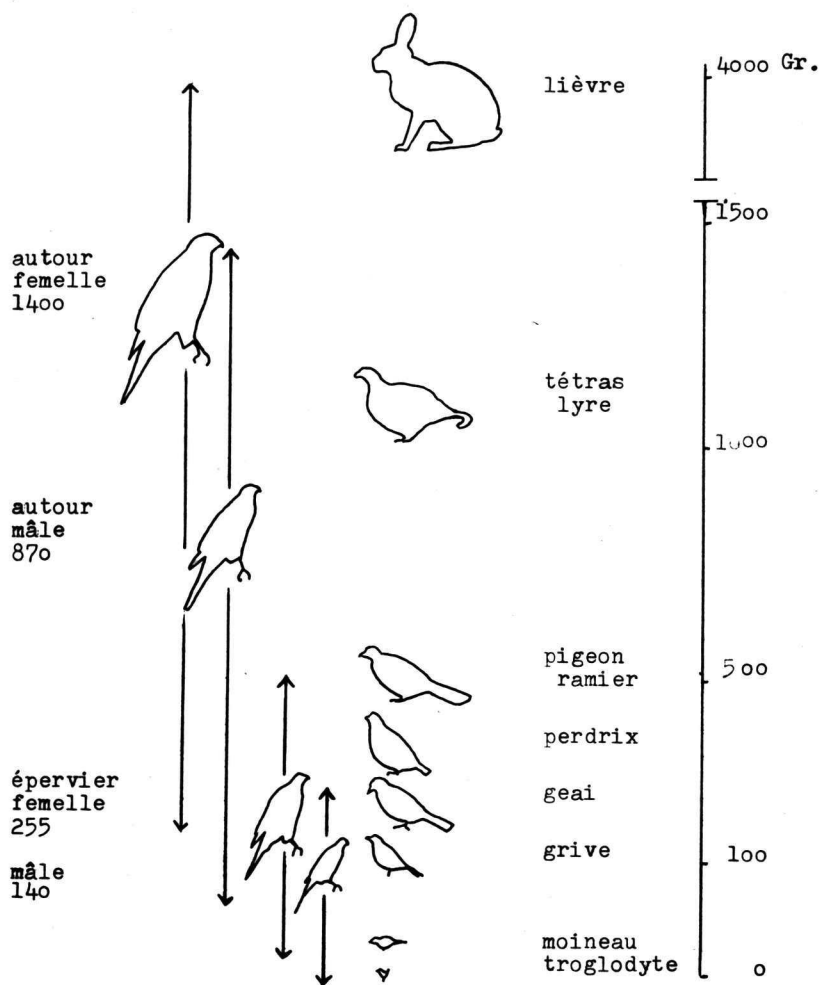


Fig. 4. Régime alimentaire de l'autour et de l'épervier en fonction de leur poids.
D'après BROWN (1976).

Le même axe «temps», dans son cycle annuel, divise les rapaces diurnes en migrateurs, migrateurs partiels et sédentaires. En hiver, la nourriture se raréfie: la bondrée, privée d'insectes, doit gagner l'Afrique; la buse et la crécerelle sont contraintes d'éviter les régions fortement enneigées où les petits mammifères s'installent sous la neige: ainsi, selon les années ou les régions, ces deux espèces s'éloignent plus ou moins de leur lieu de séjour estival; l'autour, l'épervier et le

faucon pèlerin trouvent suffisamment d'oiseaux pour hiverner dans nos vallées et chasser à plus de 2000 mètres encore; en l'absence de marmottes, l'aigle exploite d'autres proies (lagopède, tétras lyre, lièvre, chamois...), voire devient partiellement charognard.

Une population migratrice peut exploiter une ressource fluctuante qui resterait largement inutilisée. Cette adaptation permet à un plus grand nombre d'espèces de coexister dans les régions à saisons marquées.

Conflit interspécifique lors de la nidification

Les rapaces recherchent des lieux sûrs et tranquilles pour élever leurs petits. L'épervier, proie potentielle de l'autour (fig. 4) a intérêt à éviter son voisinage; il en va de même entre la crécerelle et l'aigle. La figure 5 résume la préférence de nos rapaces en matière de site de nidification.

A R B O R I C O L E

R U P I C O L E

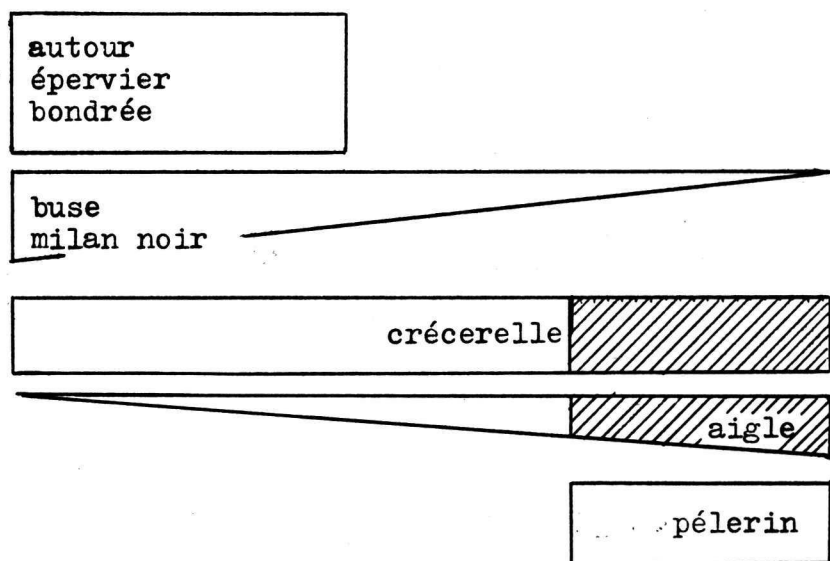


Fig. 5. Biotope de nidification des rapaces nichant en Valais.

- données suisses d'après GLUTZ (1962)
- ▨ modification pour le Valais (obs. pers.).

Les rapaces arboricoles

L'autour et l'épervier sont strictement forestiers; lorsqu'ils ont le choix, ils préfèrent construire leur aire sur les conifères. Entre eux l'isolation est, à nouveau, une question de taille: l'épervier choisira les boisements jeunes, tandis que l'autour se cantonnera dans les peuplements âgés (tableau II).

La bondrée n'est pas liée à la forêt dense, elle peut installer son aire sur un arbre isolé ou dans une haie, comme la buse ou le milan noir. Ces derniers, enfin, s'installent dans des parois rocheuses lorsque les arbres manquent ou sont de taille trop faible pour assurer la sécurité de la nichée.

Facteurs mesurés	Autour	Epervier
Diamètre du tronc à 1,3 m du sol	> 50 cm	20-25 cm
Age moyen du boisement	> 80 ans	25-50 ans
Structure du boisement	Ouverte	Touffue
Hauteur de l'aire par rapport au sol	10-30 m	7-15 m
Hauteur de l'aire	0,2-1,2 m	0,1-0,2 m
Diamètre de l'aire	0,8-1,3 m	0,3-0,4 m

Tab. 2. Description des sites de nidification de l'autour et de l'épervier.

Les rapaces rupicoles

L'aigle, le faucon pèlerin et la crécerelle se partagent les rochers disponibles en fonction de leur taille et de leur éloignement des installations humaines. La crécerelle, petite et peu farouche, ne craint pas de nicher en ville; le faucon pèlerin choisit les parois les plus grandes et les plus verticales possibles; l'aigle, les régions les plus secrètes. Une exigence de qualité croissante s'accompagne d'une réduction du choix du site de nid.

Dans les régions où les affleurements rocheux manquent, l'aigle, plus puissant, a la priorité et peut empêcher le faucon pèlerin de s'installer, par exemple; s'il n'y a pas de rocher du tout, comme en Finlande, les deux espèces peuvent nicher sur des arbres. La concurrence pour l'occupation des parois de rochers se complique encore avec la présence d'autres espèces comme le hibou grand-duc ou le grand-corbeau (*Corvus corax*).

Ainsi donc chaque milieu a ses spécialistes, chaque type de proie, ses prédateurs. Sur tous les continents, à partir d'un stock initial légèrement différent, ont évolué des communautés analogues, plus ou moins riches selon l'importance du stock initial ou la diversité et l'abondance des ressources.

FACTEURS QUI LIMITENT LA POPULATION

Les conflits interspécifiques et les stratégies adoptées pour les résoudre constituent une facette ³ de la limitation du nombre d'espèces qui coexiste.

Au niveau intraspécifique, les conflits portent sur le nombre d'individus d'une espèce et ne peuvent se régler par isolation des aires de répartition ou par changement de niche: une autre stratégie est nécessaire, qui permette la rencontre des individus pour la reproduction et le maintien de l'unité spécifique.

Il y aura recours à la dispersion géographique à petite échelle, à la division de l'espace entre les groupes, les couples ou les individus voisins, chacun utilisant la même niche sur une portion d'espace différente mais contigüe.

La dispersion intraspécifique

Chacun a pu observer des étourneaux sur un fil électrique ou des mouettes rieuses sur une jetée: chaque individu est séparé de son voisin par la «distance du coup de bec».

Chez certaines espèces coloniales, comme le Fou de Bassan (*Sula bassana*), on retrouve ce même espacement entre nids voisins.

Les rapaces indigènes ne sont ni coloniaux (sauf peut-être la crécerelle), ni grégaire, en conséquence l'étude de leur dispersion exige une autre approche que la simple observation. Si l'on a la chance de pouvoir identifier chaque individu par ses caractéristiques propres (couleur, état du plumage) ou par une marque artificielle (bague, fanion, émetteur-radio...) on peut suivre les déplacements de ces indi-

³ L'autre facette du problème a trait au taux d'apparition et d'extinction d'espèces.

vidus et cartographier les limites de leur domaine vital ⁴, sinon force nous est de restreindre l'étude à la dispersion des sites de nid ⁵ les uns par rapport aux autres.

Dans le cadre d'une étude financée par le WWF-Suisse, j'ai recensé les autours du Valais central sur 2100 km² environ. Sur une surface légèrement supérieure, grâce au soutien financier de la Fondation Dr Ignace Mariétan, j'ai pu cartographier les sites de nids de l'aigle royal.

Un rapide coup d'œil sur ces cartes (fig. 6 et 7) nous montre que les sites de nids sont plus espacés ⁶ chez l'aigle (distance moyenne entre les sites de 10 km) que chez l'autour (distance moyenne entre les sites de 3,5 km), mais que dans les deux cas l'espacement est régulier.

Cette régularité d'espacement des sites occupés n'est pas particulière à ces deux espèces: en Valais, l'espacement moyen des sites est d'environ 1 km chez l'épervier, 1,5 km chez la buse et de 12 km chez le faucon pèlerin. Le milan noir et la crécerelle peuvent échapper à cette règle et former des «pseudo-colonies», le premier s'il y a surabondance de nourriture, comme aux environs des lacs du Plateau suisse, le second, si les sites de nids sont concentrés. Si la régularité s'observe ailleurs qu'en Valais, la valeur de l'espacement change: elle diminue lorsqu'il y a beaucoup de nourriture et augmente dans le cas inverse. La régularité d'espacement suppose:

- que la population soit en bonne santé,
- qu'il y ait un surplus de biotopes de nidification.

Toutefois, ni l'une, ni l'autre condition n'implique un espacement régulier, celui-ci découle du comportement des oiseaux. Un comportement ne se répand dans une population qu'à la condition d'apporter un avantage. Dans le cas qui nous occupe, l'avantage d'un espacement régulier – le plus grand espacement possible entre deux

⁴ Le domaine vital d'un individu est la région qu'il parcourt régulièrement. Pour les espèces migratrices on peut définir un domaine vital estival et un autre hivernal.

⁵ Le site de nid définit la localisation de l'aire ou des aires d'un couple.

⁶ Lorsqu'un site contient plusieurs aires ou qu'un couple possède plusieurs sites, j'identifie l'ensemble à son centre géométrique.

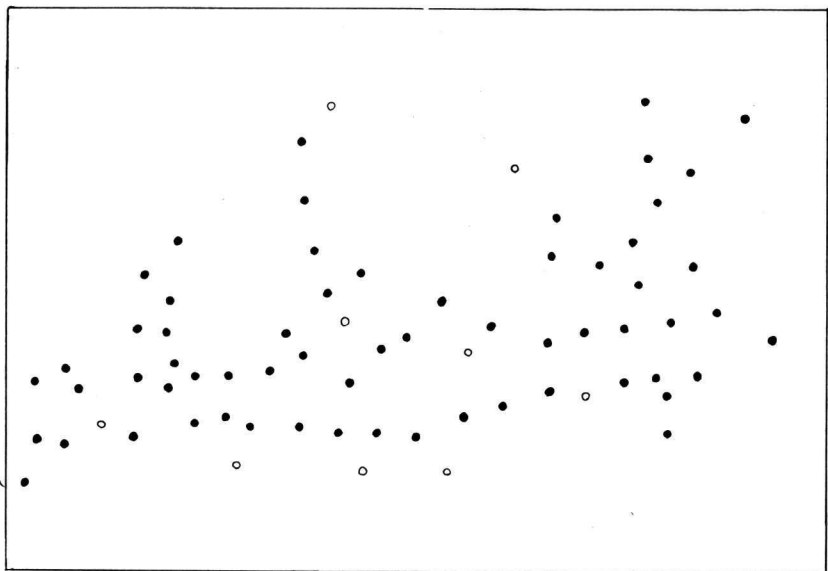


Fig. 6. Carte de répartition de l'autour dans la zone d'étude.

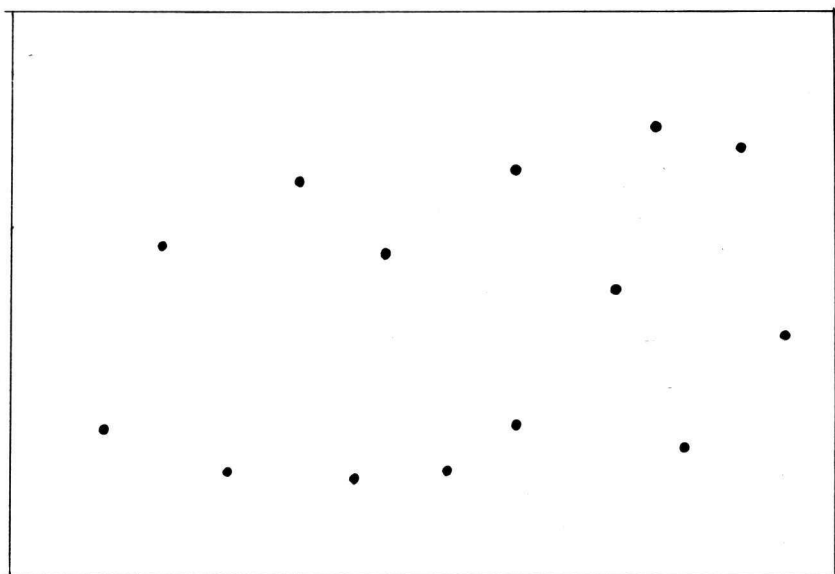


Fig. 7. Carte de répartition de l'aigle royal dans la zone d'étude.

sites de nidification – réside dans la diminution des probabilités de rencontre, donc de compétition directe, entre les individus qui occupent une même niche.

Le comportement territorial chez les rapaces

Comment les rapaces obtiennent-ils cet espacement régulier des sites de nid? Comment un couple d'aigles sait-il qu'il ne doit pas s'installer dans telle paroi, mais plus loin, sans trop se rapprocher toutefois de l'autre voisin? En fait, ils communiquent entre eux, s'évitent mutuellement et, au besoin, se chassent ou se battent.

Modes d'expressions ou de communication

Le message qu'un couple résident doit transmettre à ses voisins, ou tout individu de son espèce, est le suivant: «Cette place est prise, ne perdez pas de temps à essayer de vous en emparer». C'est ce que les ornithologues ont cru deviner dans plusieurs attitudes.

La voix

La voix peut paraître inefficace pour l'autour ou pour l'aigle dont les sites sont fort éloignés les uns des autres. Mais des individus en quête d'un site peuvent se trouver à portée de voix et entendre le message: l'appel d'un autour, comme celui d'un aigle peut porter à 1,5 km. C'est surtout chez les rapaces nocturnes que la voix est utile, et c'est chez eux qu'elle est le plus utilisée.

L'aire

Chez certains rapaces bâtisseurs, comme l'aigle ou l'autour, les mêmes aires peuvent être réutilisées plusieurs années et restent un monument visible. De plus, durant toute la période de nidification, l'aire est rechargée de branchages verts: une hypothèse récente veut que ce soit un signal à l'adresse de congénères erratiques en cas d'absence du propriétaire (NEWTON 1979).

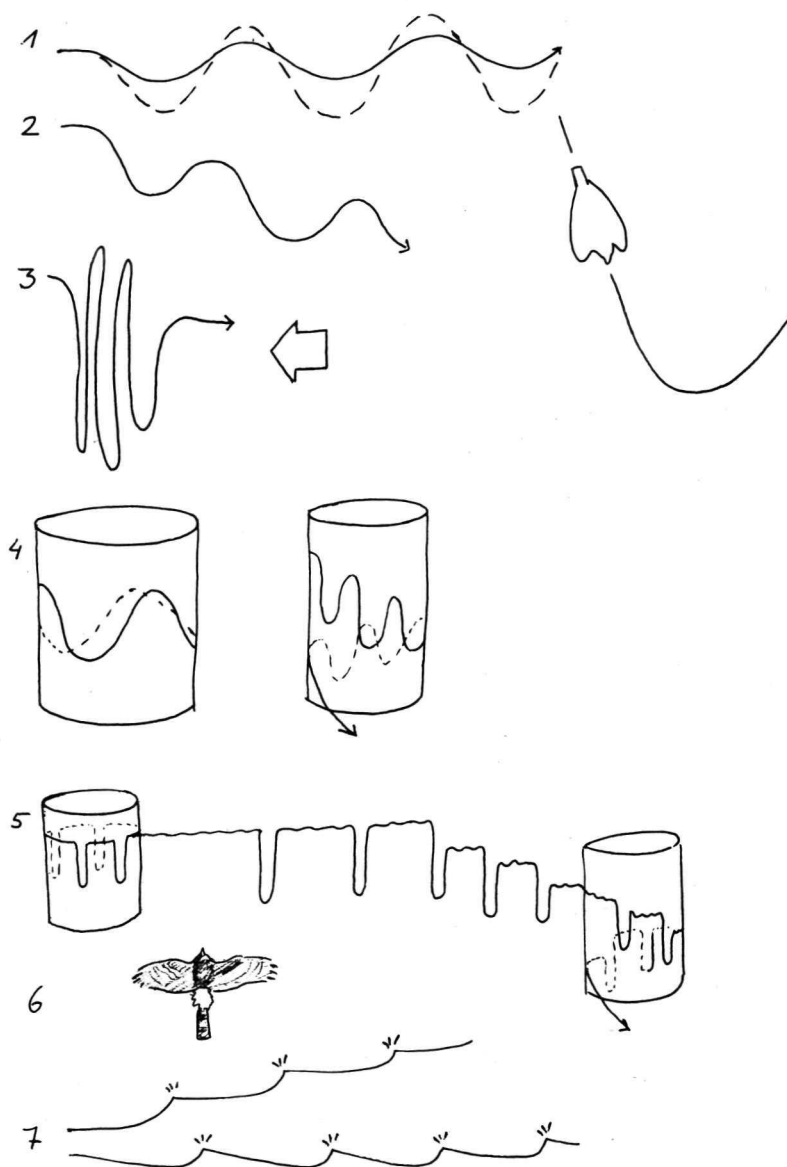


Fig. 8. Représentation schématique des jeux aériens chez les rapaces diurnes valaisans.

Le séjour sur des postes très visibles

Beaucoup de rapaces ont coutume de stationner longuement sur un poste fixe bien visible – promontoire rocheux, arbre dominant –. Ainsi, l'autour femelle expose durant des heures sa poitrine blanche à qui veut la voir. Pendant les semaines qui précèdent la ponte, elle marque ainsi l'occupation du site. Le faucon pèlerin se perche aussi régulièrement en des points bien visibles.

Le vol territorial

Pour des rapaces diurnes, le moyen de signalisation le plus efficace demeure le vol: les démonstrations se déroulent haut dans le ciel et se voient de loin. Certains jeux aériens ont sans conteste une signification sexuelle: c'est à coup sûr le cas de ceux qui sont accomplis par le couple, c'est probablement le cas de certains jeux d'un individu solitaire en quête d'un partenaire. Nous ne nous arrêterons pas à ces cas.

Aux démonstrations solitaires qui se déroulent après la formation du couple, voire après la ponte, on peut attribuer un rôle spécial d'espacement: l'oiseau signale l'occupation du site. Cette signification ne fait plus de doute lorsque ces vols sont provoqués par la présence d'un individu étranger au couple ou accomplis en sa présence. D'ailleurs ces vols suffisent souvent à éloigner l'intrus. Enfin, les rapaces peuvent en venir «aux serres».

Le programme général reste le même pour la plupart des espèces. Les jeux aériens ont lieu au printemps, de janvier à mai selon les espèces, avec une reprise en automne.

Le mode général s'observe chez la buse et l'aigle: il s'agit d'un vol ondulé, plus ou moins profond ou atténué (fig. 8). L'oiseau qui plane dans le ciel ferme soudain les ailes, bascule en avant et prend de la vitesse. Tout aussi soudainement qu'il a plongé, il ouvre les ailes et remonte en chandelle, profitant de la vitesse acquise. Avec quelques coups d'ailes, il peut regagner la même altitude (fig. 8.1) pour basculer de nouveau, ou bien – s'il ne rame pas – il fera une figure en «escalier» (fig. 8.2). Par fort vent contraire, j'ai vu l'aigle monter et descendre ainsi sans progresser (fig. 8.3), mais en général, aigle et buse avancent soit en ligne droite (fig. 8.1), soit en cercle (buse?) (fig. 8.4). Il arrive qu'ils prennent leur élan avant de plonger.

L'épervier et l'autour présentent une variante particulière de ce vol ondulé: il s'agit plutôt d'un vol battu horizontal entrecoupé de

piqués énergiques, suivis de ressources tout aussi violentes (fig. 8.5). Le vol battu lui-même est spécial, les battements amples, appliqués, lents, les ailes tendues donnent à l'oiseau une apparence caoutchoutée, élastique, enfin, les sous-caudales blanches (plumes de la base de la queue) sont érigées et contrastent avec la teinte générale de l'oiseau (fig. 8.6).

La bondrée a inventé un style propre: plutôt que de plonger en-dessous de sa ligne de vol, elle s'élève soudain, et au point culminant, relevant les ailes au-dessus du corps, elle «applaudit» (en fait c'est le contraire: elle rame des mains, sans bouger les bras. Les rémiges ne se touchent pas). Elle répète cette figure en ligne droite ou en arc de cercle et peut s'élever ou se déplacer horizontalement.

Selon MONNERET (1974) le faucon pèlerin effectue un vol en Z, visible de loin, car l'oiseau bascule d'un flanc sur l'autre montrant tantôt son dos sombre, tantôt son ventre blanc. Un vol semblable (sans Z) est connu chez la crécerelle (FIUCZINSKI in GLUTZ 1971).

Au plus haut point de son excitation une crécerelle se déplace en vol nerveux, battu des mains, les bras immobiles tenus en-dessous de l'horizontale. Pour montrer leur site de nid, les mâles s'y posent en relevant les ailes en V au-dessus du dos, dans un éclair blanc.

Chez le milan noir, il ne semble exister que la première phase de ces vols: des orbes planées, souvent haut sur le site, que l'on observe chez toutes les espèces avant les ondulations.

Si les vols de dissuasion décrits ci-dessus n'ont pas suffi, le couple résident, le plus souvent un des deux partenaires, prend en chasse l'intrus et le raccompagne jusqu'à la limite du territoire. En cas de résistance, mais c'est rare, il peut y avoir une empoignade.

Par le biais de ce comportement, territorial, chaque population s'adapte aux fluctuations de nourriture.

Conclusion

Ce rapide survol du sujet nous a permis d'entrevoir la complexité des mécanismes stabilisateurs qui empêchent les prédateurs de pulluler. Toutes les études de populations en démontrent l'efficacité: aucune espèce de prédateur n'a jamais dépassé le potentiel du milieu, toutes les fluctuations observées ont pu être mises en rapport avec une fluctuation parallèle de la nourriture disponible. Cette description d'un phénomène complexe est très simplifiée et schématique.

Bibliographie

- BROWN, L. 1976. *Birds of Prey: their biology and ecology*. Hamlyn.
- BROWN, L. and AMADON, D. 1968. *Eagles, hawks and Falcon of the world*. 2. vol. Hamlyn.
- GÉROUDET, P. 1965. *Les Rapaces diurnes et nocturnes d'Europe*. Delachaux et Niestlé.
- GLUTZ, U.N. 1962. *Die Brutvögel der Schweiz*. Aargauer Tagblatt.
- GLUTZ, U.N., BAUER, K.M., BEZZEL, E. 1971. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 4. Falconiformes.
- MONNERET, R.J. et P. GOWTHORPE. 1978. *Le Faucon pèlerin: identification, biologie, protection. Le projet pèlerin*. FRIR, Arley, France.
- NEWTON, I. 1979. *Population ecology of raptors*. Poyser.
- STANLEY, C. Chief Editor, and other. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middles East and the north Africa*. The Birds of the western Palearctic. Vol. II. Hawks to Bustards. Oxford University.

